est localisé dans les cellules myo-épitheliales (automatisme intercellulaire).

LITERATUR

KRIJGSMAN, B. J., 1956. *Contractile and pacemaker mechanisms of the heart of tunicates;* Biological Reviews 31: 288-312.

EBARA, A., 1957. *The Electrocardiogram of the Compound Ascidian, Perophora orientalis Ärnbäck.* Science Reports Tokyo Kyoiku Jaigaku. S. B. 8: 126-137.

KRIJGSMAN, B. J. und KRIJGSMAN, E., 1959. *Investigations into the heart function of Ciona intestinalis (The Action of Acetylcholine and Eserine);* Arch. intern. Physiol. Biochimie 67: 567-585.

MISLIN, H., 1964. *Über eine spontane Extrasystolie im Schrittmachersystem des Tunikatenherzens (Ciona intestinalis L.);* Experientia 20: 227-228.

SCHULZE, W., 1964. *Zur Ultrastruktur des Herzschlauchs von Ciona intestinalis L.;* Exper. 20: 265-266.

N° 34. **E. Ruppli und M. Lüscher.** — Die Elimination überzähliger Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite *Kalotermes flavicollis* (Fabr.)[1] (Vorläufige Mitteilung). (Mit 3 Textabbildungen.)

Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

Entfernt man aus einer Kolonie von *Kalotermes flavicollis* die funktionellen Geschlechtstiere, so entstehen nach kurzer Zeit mehrere Ersatzgeschlechtstiere. Es bleibt jedoch in der Regel nur ein Paar von Ersatzgeschlechtstieren in der Kolonie erhalten, wie schon GRASSI und SANDIAS (1893) festgestellt haben. Die überzähligen Geschlechtstiere werden also eliminiert. BECKER (1948) glaubt, dass sie sich wieder zu Larven zurückbilden können. Dazu müssten sie jedoch eine Häutung durchmachen, und da wir heute wissen, dass die Prothorakaldrüse unmittelbar nach der Ersatzgeschlechtstierhäutung degeneriert (LÜSCHER 1960), müssen wir diese Möglichkeit ausschliessen. BECKER (1948) beobachtete auch,

[1] Durchgeführt mit Hilfe von Forschungskrediten des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

dass manchmal überzählige Geschlechtstiere von anderen Geschlechtstieren umgebracht werden. GRASSÉ und NOIROT (1946) sind der Ansicht, dass die Larven und Nymphen ohne Mitwirkung der Geschlechtstiere für die Elimination verantwortlich sind. LÜSCHER (1952) kommt zur gleichen Ansicht auf Grund von Versuchen, in denen zwei Kolonien durch ein feines Metallgitter getrennt waren und in denen es auf der einen Seite des Gitters zur Elimination aller entstandenen Ersatzgeschlechtstiere kam. Neuerdings betrachten GRASSÉ und NOIROT (1960) die Elimination durch Larven und Nymphen als gesichert: „Nous savons que l'élimination des néoténiques surnuméraires est le fait des autres membres de la société, qui les dévorent, et non le résultat d'un combat entre néoténiques; il s'agit donc d'un phénomène différent de celui qui assure la monogynie des sociétés d'Abeilles domestiques."

Zur Ermittlung der Faktoren, die zur Elimination führen, haben wir in den letzten Jahren die Gitterversuche von LÜSCHER in verschiedenen Abwandlungen wiederholt. Dabei zeigte es sich, dass die Ergebnisse inbezug auf die Elimination nicht reproduzierbar waren. Eine Elimination erfolgte in unseren neuen Versuchen nur dann vollständig, wenn die Geschlechtstiere ungehindert mit einander in Berührung kommen konnten. Die Geschlechtstiere selbst scheinen also doch irgendwie an der Elimination beteiligt zu sein. Wir haben deshalb weitere Versuche zur Abklärung des Eliminationsgeschehens angestellt.

Zunächst haben wir untersucht, ob die Ersatzgeschlechtstiere sich gegenseitig erkennen müssen, damit es zu einer Elimination kommt. Da für dieses Erkennen wohl nur eine geruchliche Wahrnehmung in Frage kommt, haben wir die Antennen der Ersatzgeschlechtstiere amputiert und den verbleibenden Antennenstumpf mit Lack überzogen. 12 Versuchskolonien von je 30 Larven wurden mit je 2 Paaren antennenloser Ersatzgeschlechtstiere versehen. Die Kolonien wurden einer täglichen Kontrolle unterzogen. Nach 20 Tagen waren noch alle 48 Ersatzgeschlechtstiere vorhanden. Wir haben dann jeder Kolonie ein intaktes Ersatzgeschlechtstier zugesetzt und schon einen Tag später in 7, 2 Tage später in 10 von 12 Kolonien Eliminationen feststellen können. Von den insgesamt 36 überzähligen Ersatzgeschlechtstieren waren 5 Tage nach Zusetzen des intakten Geschlechtstiers 23 eliminiert

und bis zum Abbrechen des Versuches nach weiteren 15 Tagen waren 26 Tiere eliminiert. Die zugesetzten Tiere mit intakten Antennen blieben mit einer Ausnahme erhalten. Sie müssen also für die Elimination verantwortlich gewesen sein. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in Abb. 1 dargestellt.

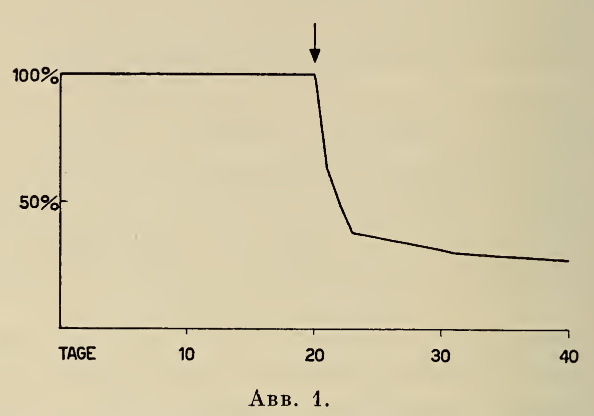


Abb. 1.

Verlauf der Elimination überzähliger antennenloser Ersatzgeschlechtstiere vor und nach dem Zusetzen von intakten Ersatzgeschlechtstieren (Pfeil).

Es war nun sehr naheliegend, anzunehmen, dass das intakte Ersatzgeschlechtstier die anderen angreift. Da aber ein solcher Angriff noch nie beobachtet worden war, mussten Dauerbeobachtungen durchgeführt werden. Dabei zeigte sich, dass tatsächlich Kämpfe zwischen den Ersatzgeschlechtstieren vorkommen, in deren Verlauf es schliesslich zu einer Bissverletzung des einen Tieres kommt. Das verletzte Tier fällt dann, wie dies für verletzte Tiere aller Kasten schon lange bekannt ist, dem Kannibalismus der Larven und Nymphen zum Opfer.

Meist verstreichen viele Stunden, manchmal sogar mehrere Tage, bis es zu den ersten Anzeichen einer Kampfhandlung kommt. Diese äussern sich darin, dass ein Geschlechtstier beginnt, ein anderes intensiv mit den Antennen abzutasten. Wir wollen in der folgenden Beschreibung das erste Geschlechtstier als den Angreifer, das zweite als das Opfer bezeichnen. Wenn dieses Abtasten durch den Angreifer einmal begonnen hat, so tritt es in der Regel bei jeder späteren Begegnung mit dem Opfer wieder auf. Es wird mit der Zeit immer intensiver und der Angreifer versucht, sich dem

Opfer von der Seite her zu nähern. Nach einiger Zeit, manchmal erst nach Stunden, beginnt der Angreifer bei weiteren Begegnungen mit einem Spreizen der Mandibeln und das Opfer wird nun auch mit den Mundteilen berührt. Das Opfer beginnt dann, auf den Angreifer zu reagieren, indem es sich auf seinen Beinen in die Höhe stemmt, seinen Körper nach der Seite des Angreifers hin



Abb. 2.
Kampf von zwei weiblichen Ersatzgeschlechtstieren. Das angegriffene Tier (rechts) wendet dem Angreifer in der typischen Abwehrstellung den nach dorsal eingekrümmten Rücken zu.

etwas neigt und zugleich nach dorsal einkrümmt, sodass es dem Angreifer die glatte Rückenpartie zuwendet (Abb. 2). Der Angreifer versucht nun manchmal, durch blitzschnelles Vorstossen und Zubeissen das Opfer zu packen (Abb. 3). Diese Beissbewegungen sind meist gegen die Flanken des Hinterleibs oder des Prothorax gerichtet. Solange das Opfer die oben geschilderte Abwehrstellung einnimmt, wird es dabei nicht verletzt. Es entzieht sich dem Biss des Angreifers auch oft dadurch, dass es sich vorwärts bewegt

und mit dem Hinterleib gleichzeitig zur Seite weicht. Der Angreifer folgt dieser Bewegung, sodass sich beide Tiere im Kreis herum bewegen. Es kommt auch vor, dass das Opfer auf eine Beissbewegung des Angreifers hin sehr rasch flieht und vom Angreifer verfolgt wird, wobei sich die Tiere meist bald verlieren. Bei der nächsten Begegnung erfolgen aber von neuem Angriffe. Schliesslich



Abb. 3.
Das angreifende Weibchen (unten) stösst mit gespreizten Mandibeln gegen dieFlanke des anderen weiblichen Ersatzgeschlechtstiers.

kann es dem Angreifer einmal gelingen, das Opfer mit den Mandibeln zu packen. Er bleibt dann während einiger Sekunden in das Opfer verbissen. Dieses versucht nun, rasch zu flüchten oder zurückzubeissen, was ihm nur in ganz seltenen Fällen gelingt. Nach dem erfolgreichen Biss löst sich der Angreifer los und entfernt sich langsam, während das Opfer meist ruhig stehen bleibt. Nun kann man bei ihm oft das Austreten von Hämolymphe an der Bisstelle beobachten. Nach kurzer Zeit beobachtet man, dass sich die Larven und Nymphen um das Opfer scharen und an der Biss-

stelle zu fressen beginnen, ohne dass sich das Opfer dagegen wehrt. Innert weniger Minuten kann das Opfer vollständig aufgefressen werden. An diesem Kannibalismus beteiligen sich die Ersatzgeschlechtstiere nur selten, doch konnte beobachtet werden, dass ausser Larven und Nymphen auch Soldaten sich daran beteiligen, indem sie die austretende Hämolymphe auflecken.

Bezeichnend für das Kampfverhalten ist, dass der Angreifer während der ganzen Kampfphase, die mehrere Stunden oder sogar Tage dauern kann, in der Regel nur das gleiche Tier angreift und nicht auf andere Ersatzgeschlechtstiere reagiert. Man kann deshalb annehmen, dass der Angreifer nicht allgemein auf den Geruch von anderen Ersatzgeschlechtstieren reagiert, sondern dass er zu Beginn der Angriffsphase auf den Individualgeruch des Opfers geprägt wird. Bezeichnend für das Opfer ist es, dass es sich bis zuletzt nich aktiv am Kampfe beteiligt, sondern sich durch Abwehrstellung und Flucht dem Angiff entzieht. Erst nach erfolgtem Biss versucht es manchmal, zurückzubeissen, was dann in seltenen Fällen zu einer Elimination beider Tiere führen kann.

Unsere Dauerbeobachtungen haben gezeigt, dass für die Elimination primär nicht die Larven und Nymphen verantwortlich sind, sondern die Ersatzgeschlechtstiere selbst. Erst wenn ein Ersatzgeschlechtstier durch ein anderes Geschlechtstier verletzt worden ist, wird es von den Larven und Nymphen aufgefressen.

Summary

Elimination of supernumerary replacement reproductives has been studied in the termite *Kalotermes flavicollis*. It is initiated by fighting between reproductives. When one reproductive is injured it is abandoned by its aggressor and becomes a victim of the cannibalism by larvae and nymphs.

Résumé

L'élimination des sexués de remplacement surnuméraires a été observée chez le Termite *Kalotermes flavicollis*. Elle est déclenchée par des luttes entres ces sexués. Dès que l'un d'eux est blessé, il est abandonné à son sort par l'agresseur et devient la victime du cannibalisme des larves et des nymphes.

LITERATURVERZEICHNIS

Becker, G., 1948. *Über Kastenbildung und Umwelteinfluss bei Termiten.* Biol. Zbl. 67: 407-444.

Grassé, P. P., und Noirot, Ch., 1946. *La production des sexués néoténiques chez le Termite à cou jaune (Calotermes flavicollis) : inhibition germinale et inhibition somatique.* C. R. Acad. Sci. 223: 869-871.

— und Noirot, Ch., 1960. *Rôle respectif des mâles et des femelles dans la formation des sexués néoténiques chez Calotermes flavicollis.* Insectes sociaux 7: 109-123.

Grassi, B., und Sandias, A., 1893. *Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi.* Atti Accad. Gioenia, Catania 6/7: 1-150.

Lüscher, M., 1952. *Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite Kalotermes flavicollis Fabr.* Z. vergl. Physiol. 34: 123-141.

— 1960. *Hormonal control of caste differentiation in termites.* Ann. N.Y. Acad. Sci. 89: 549-563.

N° 35. **F. Schneider,** Wädenswil. — Die Beeinflussung der ultraoptischen Orientierung des Maikäfers durch Veränderung des lokalen Massenverteilungsmusters. (Mit 5 Textabbildungen.)

Eidg. Versuchsanstalt Wädenswil (Zürich).

1. Einleitung

Die Richtungswahl des Maikäfers *(Melolontha vulgaris F.)* gegenüber elektrischen und magnetischen Feldern ist veränderlich. Diese zeitweise systematischen Variationen trotz Abschirmung der ganzen Versuchsanlage mit einem Faradaykäfig und die Beobachtung, dass bereits geringe azimutale Drehungen künstlicher magnetischer Felder ultraoptische Orientierungsmuster tiefgreifend verändern können (5), führten neben Ergebnissen von Flugversuchen (3) zur Annahme, die Tiere würden ausser elektrostatischen und magnetostatischen Feldern noch andere ultraoptische Systeme wahrnehmen. Solche noch nicht identifizierte, teilweise variable Bezugssysteme wurden „Melofelder“ genannt